

## Les Aloses fintes *Alosa fallax* (Lacepède, 1803)

### Poissons Clupéiformes de l'Atlantique nord-est et de la Méditerranée.

#### Étude des caractères numériques

par Jean-Pierre QUIGNARD et Fredj KARTAS \*

**Résumé.** — *Alosa fallax* (Lacepède, 1803) est une espèce polytypique. Pour la forme migratrice anadrome, l'étude des caractères numériques permet de reconnaître quatre sous-espèces sur les côtes de l'Atlantique nord-est et de la Méditerranée.

**Abstract.** — *Alosa fallax* (Lacepède, 1803) is a polytypic species. If we consider the meristic characters four subspecies can be distinguished in the anadromous migratory form of the north-east Atlantic ocean and of the Mediterranean sea.

---

Les Aloses sont typiquement des poissons anadromes communs sur les côtes d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Amérique du Nord. La systématique et la taxinomie de ces Clupes sont encore de nos jours assez confuses, ceci est dû en grande partie, comme le font remarquer FURNESTIN et VINCENT (1958) à ce que leurs caractères spécifiques « sont peu nets » et présentent pour certains d'entre eux « des variations importantes, individuelles et suivant l'âge ».

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le présent travail est consacré à l'étude des caractères numériques des Aloses fintes migratrices : *Alosa fallax* (Lacepède, 1803) de l'Atlantique nord-est et de la Méditerranée, des fleuves Elbe, Rhin (Allemagne), Garonne, Aude, Rhône (France), Tirso (Sardaigne), Miliane (Tunisie) et des lacs Ischkeul (Bizerte, Tunisie), Oubeira (La Calle, Algérie). Nous serons également amenés à évoquer le cas des Aloses yougoslaves qui pénètrent dans les lacs Skadarsko, Bacijsko et la rivière Neretva. Les renseignements se rapportant aux Aloses de l'Elbe et du Tirso sont extraits respectivement des travaux de HASS (1965) et de CORRIGLIA (1963 et 1970) ; pour le Rhin, nous avons utilisé les nombres fournis par HOEK (1900) auxquels nous avons ajouté nos propres données en ce qui concerne les branchiospines. Enfin, pour l'Adriatique nous reproduisons, en les adaptant, certaines données élaborées par VUKOVIC (1961).

\* Université des Sciences et Techniques du Languedoc, F-34060 Montpellier Cédex, et Faculté des Sciences de Tunis.

Les caractères retenus sont :

— Nombre de rayons aux nageoires dorsale et anale. Nous avons compté tous les rayons qu'ils soient simples ou dichotomisés.

— Nombre total d'écaillés sur la carène ventrale et dans les portions pré et post-pelviennes.

— Nombre total de vertèbres (urostyle compris) ; nombre de vertèbres à arc hémal complètement ouvert ; nombre de vertèbres à arc hémal fermé par un simple pont hémal ou à hémæanthe parfaitement formée.

— Nombre total de branchiospines (Bt) sur le premier arc branchial et sur la partie inférieure (Bi). La branchiospine qui se situe exactement au niveau de l'articulation des deux parties de l'arc a été incluse dans les branchiospines de la partie supérieure. La longueur totale (Lt) de l'animal, e'est-à-dire de la distance séparant l'extrémité de la tête de celle de la queue, a été choisie comme longueur de référence pour l'étude de ce caractère. Certains auteurs exprimant leurs résultats en fonction de la longueur à la fourche (Lf) ou de la longueur standard (Ls), nous avons transformé leurs données en nous basant sur les relations  $Lt = 1,143 Lf - 0,292$  et  $Lt = 1,087 Ls + 3,695$ .

Pour chacun de ces caractères, lorsque cela est possible, nous donnons l'effectif : n ; la moyenne : m ; l'écart-type : s et les valeurs extrêmes observées : c.

Pour *Alosa fallax* (Lacepède, 1803), au cours de ces dernières années, les systématiciens ont suivi dans l'ensemble les conclusions de SVETOVIDOV (1952 et 1973) qui reconnaît, au sein de la forme migratrice anadrome, deux sous-espèces : *A. fallax fallax* (Lacepède, 1803) et *A. fallax nilotica* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1808), la première localisée à l'Atlantique, la seconde à la Méditerranée et ses annexes. Pourtant, à l'origine, SVETOVIDOV (1952) limite la distribution d'*A. f. nilotica* à la Méditerranée orientale, à l'Adriatique et à la mer Noire, laissant apparemment en suspens le statut des morphes de la Méditerranée occidentale. D'ailleurs, WHEELER (1969) et BINI (1970) s'ils acceptent l'opinion générale, ne rejettent pas complètement la possibilité d'une subdivision en sous-espèces plus nombreuses dans la Méditerranée. Seuls FURNESTIN et VINCENT (1958) estiment que les sous-espèces établies par les chercheurs les ayant précédés « sont sans valeur et doivent disparaître de la nomenclature ».

Il faut signaler qu'à côté de ces Aloses fientes amphidromes, il existe des populations ayant adopté définitivement un mode de vie sédentaire en eau douce. Cette adaptation s'est faite à la suite de modifications naturelles ou artificielles dans le régime des relations mer-fleuve qui ont permis l'emprisonnement dans les eaux continentales d'individus en phase migratoire potamique. Ces changements ont eu lieu à des époques plus ou moins reculées et parfois contemporaines. Cette nouvelle vie passée entièrement en milieu lacustre a entraîné des modifications morphologiques chez les descendants, par rapport aux souches migratrices originelles, si bien qu'à la suite des travaux de FATIO (1890), REGAN (1916), BARBIERI (1907), TREWAVAS (1938), FERRERO (1946, 1951), COTTIGLIA (1963, 1970), on reconnaît en Europe la présence de deux sous-espèces lacustres : *A. f. killarnensis* Regan, 1916, en Irlande et *A. f. lacustris* Fatio (1890) en Italie.

De l'ensemble des travaux consacrés à *A. fallax*, il ressort donc que cette espèce est certainement très polymorphe et plastique et que, si un certain nombre de sous-espèces sont fréquemment reconnues, leurs affinités ne sont pas aussi nettes que les écrits le suggèrent (WHEELER, 1969). A l'heure actuelle nous pouvons encore adopter le point de vue de LOZANO-REY (1950) : « ... la détermination des sous-espèces d'*Alosa fallax* n'est pas encore élucidée. Comme pour des cas semblables il devient nécessaire de faire l'étude de séries nombreuses d'exemplaires provenant des localités les plus diverses ».

Notons enfin que les problèmes taxinomiques que posent cette Alose sont compliqués par une hybridation possible entre *A. fallax* et *A. alosa* (HOEK, 1900 ; REDEKE, 1938 ; FURNESTIN et VINCENT, 1958).

TABLEAU I. — Variations du nombre de rayons à la nageoire dorsale.

FLEUVES, LACS	16	17	18	19	20	21	n	m	s
Garonne		4	44	64	9		121	18,645	0,669
Aude			7	24	18	3	52	19,237	0,785
Rhône			12	64	44	3	123	19,309	0,679
Ischkeul			3	54	55	11	123	19,602	0,686
Miliane			27	114	54	4	199	19,176	0,677
Oubeira			2	6	2	1	11	19,182	0,874

TABLEAU II. — Variations du nombre de rayons à la nageoire anale.

FLEUVES, LACS	18	19	20	21	22	23	24	25	n	m	s
Rhin (HOEK, 1900)	2	4	15	47	35	6	1	2	112	21,259	1,129
Garonne	2	4	16	37	48	10	4		121	21,413	1,130
Aude				5	28	11	6	2	52	22,462	0,959
Rhône			5	10	61	40	5	2	123	22,297	0,894
Ischkeul			2	13	28	50	26	4	123	22,788	1,050
Miliane			2	16	78	73	26	4	199	22,588	0,922
Oubeira				1	3	6	1		11	22,636	0,809

TABLEAU III. — Variations du nombre d'écaillés de la carène ventrale.

FLEUVES, LACS	32	33	34	35	36	37	38	39	41	n	m	s
Rhin (HOEK, 1900)		2	4	4	33	42	18	8	1	112	36,795	1,267
Garonne	2	7	21	28	43	17	2	1		121	35,380	1,273
Aude		1	2	6	17	19	7			52	36,385	1,105
Rhône		1	14	22	34	35	15	2		123	36,146	1,272
Tirso (COTT., 1963)		« 33 à 38 »								50	35,600	1,020
Ischkeul			1	11	11	2				25	35,560	0,712
Miliane		1	3	8	11	7	3	1		34	35,970	1,314
Oubeira			1	6	4					11	35,273	0,647

TABLEAU IV. — Variations du nombre d'écailles dans la portion post-pelvienne de la carène ventrale.

FLEUVES, LACS	13	14	15	16	17	18	20	n	m	s
Rhin (HOECK, 1900)		2	14	58	27	10	1	112	16,295	0,926
Garonne	3	25	61	29	2	1		121	15,041	0,831
Aude		3	18	22	9			52	15,711	0,824
Rhône		14	48	42	18	1		123	15,545	0,908
Tirso (COTT., 1963)	« 12 à 15 »							50	14,180	0,620
Ischkeul	2	10	3					25	14,560	0,820
Miliane	5	16	14	3				38	14,395	0,823
Oubeira	2	6	3					11	14,100	0,701

TABLEAU V. — Variations du nombre d'écailles dans la portion pré-pelvienne de la carène ventrale.

FLEUVES, LACS	18	19	20	21	22	23	n	m	s
Rhin (HOECK, 1900)	3	5	47	49	8		112	20,482	0,805
Garonne	3	17	50	43	8		121	20,297	0,882
Aude		2	15	30	5		52	20,731	0,689
Rhône	1	10	40	60	12		123	20,585	0,809
Ischkeul			6	16	2	1	25	20,920	0,702
Miliane		2	7	22	5	2	38	20,947	0,868
Oubeira		1	2	6	1	1	11	20,909	1,044

TABLEAU VI. — Variations du nombre total des vertèbres.

FLEUVES, LACS	51	52	53	54	55	56	57	58	59	n	m	s
Rhin (HOECK, 1900)		1	5	24	64	16	2			112	54,848	0,819
Garonne	3	1	2	2	13	45	35	4		105	56,009	1,319
Aude						5	32	13		50	57,160	0,584
Rhône				1	1	14	67	37	3	123	57,195	0,764
Ischkeul				14	64	39	5			122	55,286	0,721
Miliane			5	37	129	25	2			198	54,909	0,670
Oubeira				1	9	1				11	55,00	0,447
Neretva (VI KOVIC, 1961)	« 47 à 60 »									772	57,20	1,27
Bacínsko (d°)	« 48 à 60 »									294	56,75	1,87
Skadarsko (d°)	« 53 à 60 »									131	56,91	1,40

TABLEAU VII. — Variations du nombre de vertèbres abdominales à arc hémal complètement ouvert.

FLEUVES, LACS	14	15	16	17	18	19	20	n	m	s
Garonne	1	1	7	31	52	43		105	17,628	0,891
Aude			1	16	27	6		50	17,760	0,687
Rhône			5	27	69	20	2	123	17,894	0,777
Ischkeul		2	42	70	8			122	16,688	0,618
Miliane		3	42	103	47	3		198	17,025	0,7569

TABLEAU VIII. — Variations du nombre de vertèbres à arc hémal fermé par un simple pont transversal ou à hémacanthé complètement formée.

FLEUVES, LACS	35	36	37	38	39	40	41	42	n	m	s
Garonne	2	4	9	39	40	10		1	105	38,390	1,087
Aude				8	18	20	4		50	39,400	0,857
Rhône			4	17	49	46	7		123	39,284	0,892
Ischkeul			14	43	44	20	1		122	38,598	0,924
Miliane		11	57	80	43	7			198	37,889	0,928

## RÉSULTATS

## 1. Nageoire dorsale (tabl. I)

Les variations du nombre des rayons à la nageoire dorsale sont peu importantes d'un fleuve à l'autre. Pourtant les individus de la Garonne se distinguent nettement de ceux de l'ensemble de la Méditerranée par une moyenne assez faible. De plus en Méditerranée occidentale si l'on excepte l'Ischkeul on note une légère diminution de la moyenne du nord au sud.

Il est difficile de prendre en considération les valeurs données par HOEK (1900), VUKOVIĆ (1961) et CORTIGLIA (1963) respectivement pour le Rhin, les côtes yougoslaves et le Tirso, leur technique de comptage n'étant certainement pas équivalente à la nôtre.

## 2. Nageoire anale (tabl. II)

Dans l'ensemble il y a une augmentation latitudinale du nombre moyen des rayons à la nageoire anale du Rhin à l'Ischkeul. De plus, d'après ce caractère, les populations atlantiques (Rhin, Garonne) s'opposent assez nettement à celles de la Méditerranée occidentale.

### 3. Écailles de la carène ventrale (tabl. III, IV, V)

On note une diminution du nombre moyen des écailles de la carène ventrale (tabl. III) du nord au sud, dans l'Atlantique (Rhin : 36,79 ; Garonne : 35,38) et dans la Méditerranée occidentale (Aude : 36,38 ; Oubeira : 35,273).

Les moyennes du nombre d'écailles dans la portion post-pelvienne chez les populations de la Méditerranée nord occidentale (tabl. IV) et de l'Adriatique sont très proches. En effet, d'après VUKOVIĆ (1961) sur la côte Yougoslave, nous avons : rivière Neretva  $m = 15,70$  ;  $s = 0,76$  ;  $n = 76$  ; lac Skadarsko  $m = 15,59$  ;  $s = 0,90$  ;  $n = 379$  ;  $e = 12-18$ .

### 4. Vertèbres (tabl. VI, VII, VIII)

D'après nos observations, la moyenne vertébrale (tabl. VI) est maximale dans le secteur nord de la Méditerranée occidentale (Aude, Rhône : 57,2). A partir de cette latitude, elle

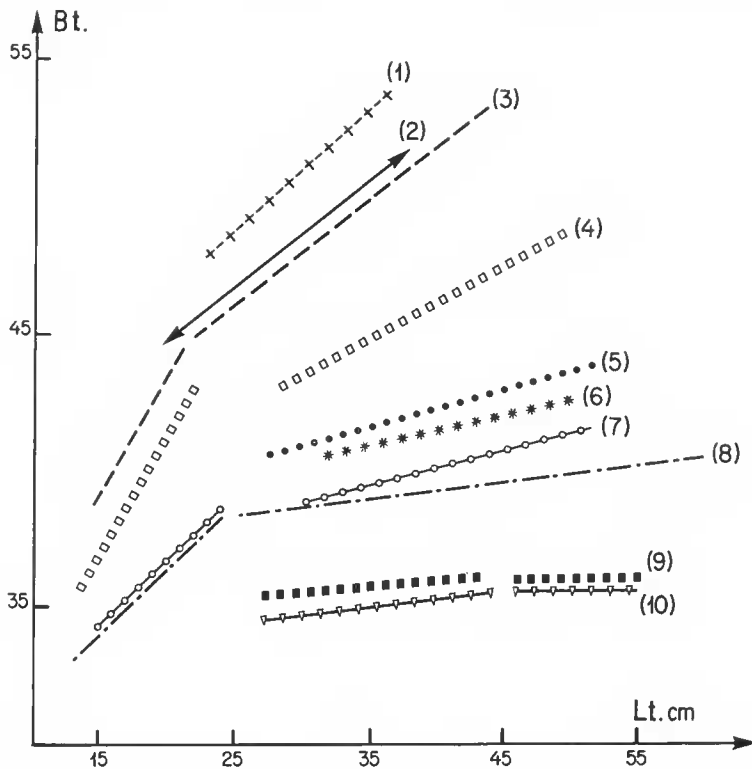


FIG. 1. — Droites de régression représentant le nombre total de branchiospines sur le premier arc branchial (Bt) en fonction de la longueur totale (Lt en cm).  
 (1) Oubeira ; (2) Isehkeul ; (3) Miliane ; (4) Tirsò (d'après COTTIGLIA, 1963) ; (5) Garonne ; (6) Rhin ; (7) Elbe (d'après HASS, 1965) ; (8) Rhône ; (9) Skadarsko ; (10) Bacinsko (d'après VUKOVIĆ, 1961).

diminue vers le nord (Garonne : 56, Rhin : 54,8) et en direction du sud (Isehkeul, Miliane, Oubeira : 55), si bien que les individus de la mer du Nord et du sud de la Méditerranée occidentale ont des moyennes vertébrales très proches. Le nombre de vertèbres évolue donc latitudinalement mais en sens opposé dans l'Atlantique et la Méditerranée occidentale. Les populations adriatiques présentent des moyennes vertébrales ( $m = 56,75$  à  $57,20$ ) très proches de celles mises en évidence dans la Méditerranée nord occidentale.

Notons que dans la littérature consacrée aux Aloses fintes, on trouve en plus des renseignements portés dans le tableau VI, quelques données générales relatives à l'amplitude des variations du nombre de vertèbres : EHRENBAUM (1921) : 55-59 Atlantique Nord ; SVETOIDOV (1952) : 53-56 Baltique, mer du Nord ; SPILLMAN (1961) : 56 Rhône ; ECONOMIDIS (1974) : 55-56, Macédoine et Thraee ; GÜNTHER (1868) : 56 Bosphore.

#### REMARQUE COMPLÉMENTAIRE

W. WUNDER (1975) a attiré l'attention sur le fait qu'il doit certainement y avoir une relation entre les malformations vertébrales existant chez les poissons et la pollution par les métaux lourds. Mais son étude qui porte sur des poissons (*Gadus mophua* et *Alosa alosa*) de l'embouchure de l'Elbe ne donne pas une idée de la fréquence de ces atteintes. Pour notre part, nous avons trouvé des malformations par fusion de plusieurs corps vertébraux chez les Aloses fintes des fleuves étudiés. Les populations se reproduisant dans les grandes rivières industrialisées (Rhône, Garonne) présentent le plus fort pourcentage d'individus anormaux : Garonne 8 %,  $n = 9$  ; Rhône 6 %,  $n = 4$  ; Aude 4 %,  $n = 2$  ; Isehkeul 0,8 %,  $n = 1$  ; Miliane 0,5 %,  $n = 2$ . La plupart des fusions vertébrales observées (85 %) sont situées au niveau des vertèbres abdominales.

#### 5. Branchiospines (tabl. IX, X ; fig. 1, 2)

Contrairement à ce qu'écrivent FURNESTIN et VINCENT (1958), le nombre de branchiospines varie avec la taille du poisson (fig. 1) même après 20 cm de Lt. Pour tous les échantillons examinés, on note, selon leur provenance, une rupture de pente très nette dans la relation taille-nombre de branchiospines entre 20 et 25 cm de longueur totale. Ce point critique correspond, sur les côtes françaises, à la taille à laquelle les Aloses juvéniles s'éloignent des zones d'influence directe des fleuves pour gagner des eaux plus marines.

L'étude des variations du nombre total des branchiospines sur le premier arc branchial en fonction de la longueur totale des poissons (fig. 1, tabl. X) de plus de 20 à 25 cm permet de distinguer au moins trois groupes de populations d'Aloses fintes :

TABLEAU IX.— Variations du nombre de branchiospines en fonction de la longueur totale (Lt, de l'extrémité du museau à celle de la queue).

FLEUVES, LACS	n	Droite de régression Y/X	r	Lt (cm) min. max.	Bi ou Bi min. max.
Elbe (Hass, 1965)	67	Bt = 0,15 Lt + 34,10	0,61	28-51	36-44
	10	Bt = 0,50 Lt + 26,50	0,90	17-25	33-38
Rhin	33	Bt = 0,11 Lt + 37,04	0,62	32-50	38-43
	33	Bi = 0,05 Lt + 23,50	0,66	32-50	24-27
Garonne	118	Bt = 0,14 Lt + 36,60	0,61	28-51	39-46
	118	Bi = 0,07 Lt + 23,84	0,63	28-51	25-29
Aude	48	Bt = 0,29 Lt + 24,75	0,77	42-57	37-46
	48	Bi = 0,19 Lt + 15,32	0,75	42-57	23-29
	47	Bt = 0,40 Lt + 30,36	0,62	14-21	33-40
	47	Bi = 0,20 Lt + 19,95	0,70	14-21	21-25
Rhône	147	Bt = 0,06 Lt + 36,65	0,64	25-60	35-43
	147	Bi = 0,02 Lt + 23,77	0,30	25-60	21-28
	45	Bt = 0,47 Lt + 26,89	0,82	11-24	31-39
	45	Bi = 0,27 Lt + 17,53	0,80	11-24	20-25
Tirso (COTTIGLIA, 1963)	50	Bt = 0,26 Lt + 35,62	0,78	29-50	43-50
	34	Bt = 0,90 Lt + 22,78	0,90	14-22	34-42
Ischkeul	95	Bt = 0,39 Lt + 36,98	0,88	20-38	43-52
	95	Bi = 0,30 Lt + 22,01	0,92	20-38	27-33
Miliane	179	Bt = 0,40 Lt + 36,00	0,97	22-43	42-53
	179	Bi = 0,20 Lt + 23,99	0,89	22-43	25-34
	29	Bt = 0,85 Lt + 26,58	0,96	15-21	39-47
Oubeira	29	Bi = 0,91 Lt + 15,59	0,90	15-21	24-29
	11	Bt = 0,44 Lt + 37,47	0,85	24-37	48-54
	11	Bi = 0,35 Lt + 21,76	0,80	24-37	31-35
Bacinsko (VUKOVIC, 1961)		Bt = 0,07 Lt + 32,60	0,94	27-41	31-38
Skadarsko (VUKOVIC, 1961)		Bt = 0,03 Lt + 34,48	0,83	28-42	32-40

n : nombre d'observations ; r : coefficient de corrélation ; Bt : nombre total de branchiospines sur le premier arc branchial ; Bi : nombre de branchiospines sur la partie inférieure du premier arc branchial.



TABLEAU X. — Variations du nombre total de branchiospines sur le premier arc branchial en fonction de la longueur totale (Lt (cm), classes de 5 cm).

FLEUVES, LACS		Lt (cm)	20-24	25-29	30-34	35-39	40-44	45-49	50-54	55-59
Elbe (HASS, 1965)	m		37,20	37,50	38,60	39,50	40,30	41,00	41,50	
	e		33-39	37-38	35-41	37-43	37-44	38-44	39-43	—
	n		6	2	16	20	15	9	4	
	s		—	—	1,70	1,63	2,14	1,99	—	—
Rhin	m				41,00	40,95	41,45	42,25	43	
	e		—	—	39-42	38-42	39-43	41-43	—	—
	n				7	10	11	4	1	
Garonne	m			41,50	41,60	41,82	42,58	43,75	43,75	
	e		—	40-41	40-43	39-44	40-46	40-46	41-46	—
	n			2	5	17	74	16	4	
	s			—	—	1,54	1,35	1,40	—	
Rhône	m		37,65	37,75	39,22	38,63	39,37	39,48	39,77	39,67
	e		36-39	37-39	38-41	36-43	36-45	36-42	37-43	38-41
	n		20	4	18	30	59	29	18	6
	s		—	—	0,98	2,19	2,02	2,01	2,00	
Tirso (COTTIGLIA, 1963)	m		42,00	42,00	44,66	44,99	46,29	47,50	50,00	
	e		—	—	43-46	43-49	44-50	44-50	—	—
	n		1	1	3	19	15	12	1	
Ischkeul	m		45,62	48,10	49,60	51,00				
	e		43-48	46-52	47-52	50-52	—	—	—	—
	n		53	28	10	2				
	s		1,30	1,11	1,30	—				
Miliane	m		44,76	46,64	49,22	50,36	50,33			
	e		40-47	42-50	47-52	47-54	48-53	—	—	—
	n		56	59	48	2	3			
	s		1,21	1,90	1,46	1,96	—			
Oubeira	m		48,00	50,00	52,00	54,00				
	e		—	49-51	50-54	—	—	—	—	—
Bacinsko (VUKOVIC, 1961)	n		1	4	4	1				
	m		32,29	34,64	34,71	35,27	35,50	35,19		
	e		28-36	31-38	32-37	31-37	33-38	34-38		
Neretva (VUKOVIC, 1961)	s		1,58	1,57	1,44	2,02	1,37	1,26		
	m		—	—	—	35,10	35,36	34,92		
	e		—	—	—	34-37	32-38	31-39		
Skadarsko (VUKOVIC, 1961)	s		—	—	—	1,20	1,46	1,67		
	m		33,64	35,27	35,50	35,80	35,63	35,98		
	e		31-38	33-40	34-35	33-40	32-40	31-39		
s		1,25	1,67	1,00	2,40	1,69	1,50			

m : moyenne ; e : extrêmes ; n : nombre d'observations ; s : écart-type.

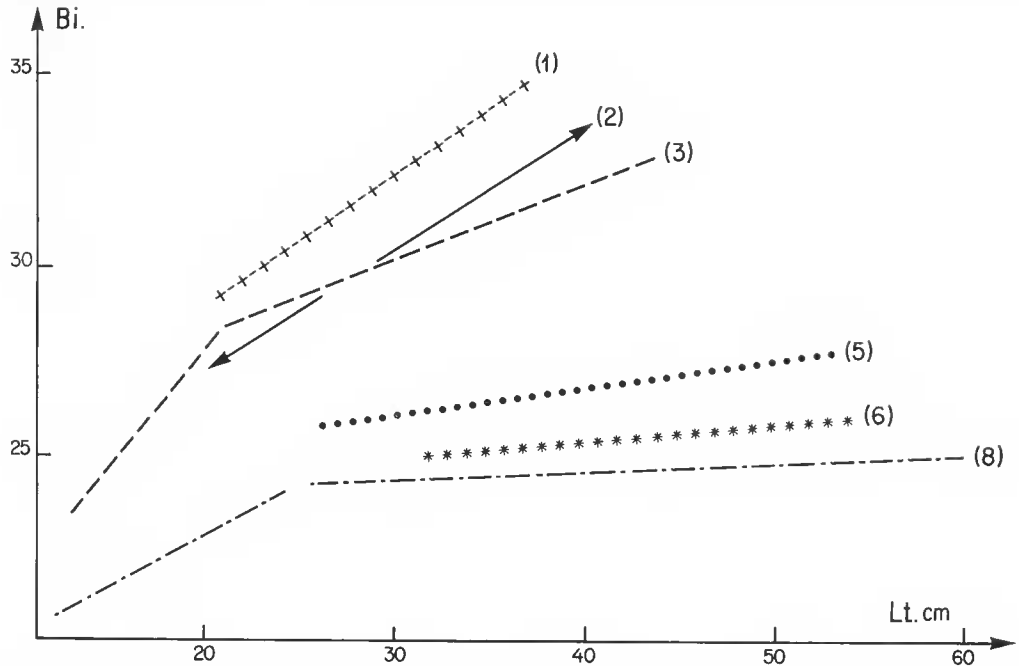


FIG. 2. — Droites de régression représentant le nombre de branchiostomes sur la branche inférieure du premier arc branchial (Bi) en fonction de la longueur totale (Lt cm).  
 (1) Oubeira ; (2) Ischkeul ; (3) Miliane ; (5) Garonne ; (6) Rhin ; (8) Rhône.

1. Afrique du Nord et (peut-être) Sardaigne
2. Atlantique Nord-Est et Méditerranée nord-occidentale
3. Adriatique.

On retrouve les mêmes résultats (fig. 2) si l'on prend en considération les branchiostomes situées sur la branche inférieure du premier arc branchial.

L'échantillon de l'Aude (France) pose un problème ; la pente de la relation nombre total de branchiostomes-longueur totale est pour les adultes plus proche de celle du fleuve Tirso (Sardaigne) que du Rhône. Cela peut être dû en partie à l'éventail plus restreint des tailles (Rhône : Lt 25-60 cm ; Tirso : Lt 29-50 cm ; Aude : Lt 42-57 cm). Par contre, pour les immatures il n'existe pas ou peu de différences entre les échantillons du Rhône et de l'Aude qui s'opposent nettement à ceux du Tirso et d'Afrique du Nord.

Enfin, nos observations mettent en évidence que le nombre moyen de branchiostomes diminue du sud au nord dans l'Atlantique et dans la Méditerranée et également d'ouest en est dans cette mer.

Dans la littérature, on trouve les caractéristiques de quelques spécimens pêchés dans des zones bien précises. Nous allons replacer ces observations éparses par rapport aux données plus amples que nous avons recueillies nous-même et celles élaborées d'après HOEK (1900), VUKOVIC (1961), COTTIGLIA (1963) et HASS (1965). Nous retiendrons essentiellement le cas des individus ayant une longueur totale supérieure à 20 cm.

Pour les côtes atlantiques nous avons les données originales de REGAN (1916) relevées sur des spécimens provenant de Grande Bretagne et du Portugal (*A. finta* Cuv.) Bi 24-27, Lt 20-38 cm et un spécimen de Mogador au Maroc (*A. finta algeriensis*) Bi 24, Lt 17 cm : toutes ces Aloses se situent parfaitement dans le groupe atlantique au niveau Rhin-Garonne. On peut admettre, avec une certaine sécurité, que les renseignements fournis par ROULE (1924 et 1925) pour *Alosa finta finta*, Bt 40-44, Bi 24-27, Lt 21,5-45 cm, correspondent à des Aloses de la Seine. Ces extrêmes se placent un peu au-dessous de ceux observés pour la Garonne ce qui confirme la variation latitudinale de ce caractère. SVETOVIDOV (1952) indique pour des individus de la Baltique, du Rhin et de la mer du Nord : Bt 37-42, Bi 22-27, Lt 20,8 à 34,8 cm ce qui les intègre dans le groupe Elbe-Rhin assez éloigné de la Garonne. Les huit Aloses du Portugal décrites par ALMAÇA (1965) mesurent 20,5 à 25 cm et ont 34-39 branchiospines dont 23 à 25 sur la branche inférieure de l'arc. Enfin, pour ce secteur atlantique, on doit évoquer le travail de FURNESTIN et VINCENT (1958) basé sur l'examen d'Aloses du Maroc. Dans l'espace compris entre les lignes matérialisant le maximum (Bt 45) et le minimum (Bt 38) de branchiospines pour des longueurs supérieures à 20 cm, nous trouvons la Garonne et le Rhin mais une grande partie des points représentant l'Elbe et le Rhône sont situés au-dessous de la ligne minimale du Maroc ; il en est de même par rapport à la ligne maximale pour les résultats concernant le Tirso, l'Ischkeul, l'oued Miliane et l'Oubeira où respectivement 70, 85, 80 et 100 % des points sont situés au-dessus.

Dans la Méditerranée occidentale, les nombres extrêmes trouvés par ROULE (1924 et 1925) pour les Aloses du Rhône (Bt 34-36, Bi 22-23, Lt 30 à 50 cm) sont un peu inférieurs aux nôtres et l'amplitude des variations est plus restreinte. Pour ce même fleuve, GALLOIS, HOESTLANDT et GERMAND (*in* GALLOIS, 1946) donnent pour sept exemplaires : Bt (34) 35-39, Bi (21) 23-25, Lt 36 à 48 cm ; ces caractéristiques entrent dans le cadre des variations que nous avons observées. Nous avons quelques renseignements pour la côte espagnole : BARBIERI (1907), deux spécimens de Barcelone : Bt 39 et 40, Bi 24 et 26, Lt 26 cm ; LOZANO REY (1929 et 1950), sept individus de l'Ebre ou des régions avoisinantes dont quatre de 14 à 18 cm (10 à 12,7 cm sans la caudale) Bi 22-24, deux de 30,5 et 32 cm (25-25,5 sans la caudale) Bi 27 et un de 45 cm (38,5 sans la caudale) Bi 29. LOZANO REY classe ces Aloses dans la forme typique atlantique. Il nous semble impossible de nous prononcer ; d'après ce caractère, elles peuvent être aussi bien reliées à la population de la Garonne qu'à celle du Rhône.

De l'autre côté du Rhône, en mer Ligure (Gênes), BARBIERI (1907) et COTTIGLIA (1969-1970) indiquent : Bt 31-35, Bi 20-23, Lt 23 à 46 cm ( $n = 5$ ) et TORTONÈSE (1951) : Bi 20-22, Lt 21 à 49 cm. Ces nombres se situent au niveau des minima que nous avons mis en évidence pour le Rhône et leur sont même parfois un peu inférieurs ; ils rejoignent ceux donnés par ROULE (1924 et 1925) et GALLOIS (1946) pour la région rhodanienne. Donc les Aloses de la mer Ligure peuvent très bien être rapprochées de celles du Rhône. Il en est de même pour les individus des fleuves continentaux de la mer Tyrrhénienne. Pour le Tibre, nous avons : BARBIERI (1907) : Bt 30-32, Bi 19-20, Lt 10,5-12,5 cm ( $n = 2$ ) ; FERRERO (1951-52) : Bt 37-42, Bi 24-28, Lt 37,5-50 cm ( $n = 11$ ) ; COTTIGLIA (1969-1970) : Bt 37-42, Bi 24-28. Les nombres donnés par d'ANCONA (1928), Bt 30-34, sont difficiles à interpréter, la taille des poissons n'étant pas indiquée. Plus au sud, près de Naples, FERRERO (1951-1952) indique pour le Voltorno : Bt 34-39, Bi 22-25, Lt (16,5), 29-48,5 cm,  $n = 45$  (un immature de 16,5 cm) et pour le Sèle : Bt 33-42, Bi 25-28, Lt (17) 23,5-51 cm,  $n = 11$  (un immature de 17 cm).

Sur les côtes d'Afrique du Nord, REGAN (1916) crée une sous-espèce *A. finta algerensis* d'après un poisson pêché à Alger : Bi 29, Lt 30 cm. PELLEGRIN (1921) donne les caractéristiques d'un spécimen d'Alger : Bi 25, Lt 19 cm. Au niveau du Maroc (Mellila), LOZANO REY (1929 et 1950) décrit une Alose qu'il nomme *A. fallax bolivari* : Bi 31-35 couramment 31-32, Lt 28,5-35 cm (soit 22,7 à 29 cm sans la caudale),  $n = 7$ . Tous ces poissons présentent un nombre de branchiospines qui entre dans les limites des variations observées en Tunisie et dans l'est de l'Algérie (Oubeira). *Alosa fallax bolivari* ne doit pas être considérée comme un hybride de *A. fallax* x *A. alosa* (Furnestin et Vincent, 1958). D'ailleurs DE BUEN (1930) la place dans la « *morpha algeriensis* ».

Pour l'Adriatique, nous avons à notre disposition l'important travail de VUKOVIC (1961) qui porte sur les populations d'Aloses de la région de Metkovic (rivière Neretva, lac Baicinsko) et du lac Skadarsko (Scutari) situé à environ 200 km plus au sud, à cheval sur la frontière Yougoslavie-Albanie. Cet auteur indique les variations du nombre de branchiospines en fonction de l'âge. Pour que ces données soient comparables aux nôtres, à partir des courbes de croissance qu'il a déterminées, nous avons établi la correspondance taille (Lt en) — nombre total de branchiospines : les pentes ( $a = 0,03$  à  $0,07$ ) des droites traduisant cette relation sont très proches de celles du Rhône ( $a = 0,06$ ) mais, dans l'ensemble, les moyennes sont nettement inférieures à celles observées dans ce dernier fleuve (fig. 1, tabl. IX, X) ; il en est de même des valeurs extrêmes. Les branchiospines sur la partie inférieure de l'arc varient entre 17 et 26. Le travail de VUKOVIC confirme les caractéristiques numériques données par BARBIERI (1907) pour deux exemplaires du Pô : Bt 31, Bi 19, Lt 12,5-14 cm, deux du Montenegro : Bt 30-36, Bi 20-23, Lt 12-20,5 et par FERRERO (1951-1952) pour 25 Aloses du grand fleuve italien de l'Adriatique : Bt 30-35, Bi 19-25, Lt 19,5-28 cm plus un adulte de 39,5 cm.

Dans la Méditerranée orientale les treize spécimens étudiés et qui proviennent du Nil [BARBIERI (1907) : Bt 34-35, Bi 21-22, Lt 29,5 et 27 cm,  $n = 2$ ; BOULENGER (1907) : Bi 20-23, Lt 13,5-40,6,  $n = 7$ ; TORTONÈSE (1951) : Bt 33-36, Lt 16 et 43 cm,  $n = 2$ ; SVETOVIDOV (1952) : Bt 34-37, Bi 21-23,  $n = 2$ ] présentent les mêmes caractéristiques que ceux de l'Adriatique. D'ailleurs, REGAN (1916) et SVETOVIDOV (1952) réunissent en un seul groupe les Aloses provenant d'Égypte, de Constantinople et de l'Adriatique (Bi 20-23, Lt 20-42 cm, REGAN, 1916). Enfin, d'après ECONOMIDIS (1974) les Aloses fintes adultes de Thrace et de Macédoine ont 32 à 34 branchiospines sur le premier arc. Les Aloses de la Méditerranée orientale paraissent se distinguer, comme celles de l'Adriatique, des Aloses peuplant les eaux de la Méditerranée occidentale Nord et Est (France, Italie continentale) et de l'Atlantique Nord-Est par un nombre moins élevé de branchiospines : elles sont évidemment très différentes des Aloses d'Afrique du Nord et de Sardaigne.

#### CONCLUSION

Tous les caractères numériques étudiés mettent en évidence l'hétérogénéité du peuplement en Aloses fintes des côtes atlantiques et méditerranéennes. Les divergences entre les populations sont beaucoup plus importantes dans la Méditerranée occidentale que dans l'Atlantique Nord-Est mais ce dernier secteur ne présente pas l'homogénéité qui veut bien lui attribuer certains chercheurs (COTTIGLIA, 1969-1970). De plus, l'uniformité apparente

des caractères numériques dans le vaste secteur Adriatique-Méditerranée orientale n'est certainement que la conséquence d'un manque d'observations.

Les Aloses linte de chaque cours d'eau ont donc une nette tendance à avoir leurs propres caractéristiques numériques. Pourtant, il se dégage certaines allinités entre les représentants des fleuves situés dans une même région géographique, ce qui permet de les regrouper en grands ensembles. Mais, d'après nos observations, il ne nous semble pas justifié d'opposer simplement l'Atlantique à la Méditerranée en subdivisant la forme migratrice de l'Alose linte (*A. fallax*) en deux sous-espèces *A. fallax fallax* et *A. fallax nilotica*. A l'heure actuelle nous rejoignons les conclusions formulées par DE BRUN (1930) qui reconnaît, au sein de l'espèce, quatre morphes qui prennent rang de sous-espèce si l'on accepte les bases sur lesquelles SVETovidov (1952) s'appuie pour établir *A. fallax fallax* et *A. fallax nilotica*. Ces quatre sous-espèces sont :

A. — *Alosa fallax fallax* (Lacepède, 1803). Atlantique Nord-Est, de la Scandinavie au Maroc

- 1 : nombre de branchiospines sur le premier arc branchial, Bt 36-46, Bi 24-29 pour Lt > 20 cm, augmentant faiblement en fonction de l'accroissement de la taille au-delà de 20-25 cm de longueur totale ( $r = 0,6$ , pente Bt = 0,1).
- 2 : moyenne vertébrale assez basse : 54,8 à 56,0 (Rhin-Garonne), mode 55-56.
- 3 : nombre moyen de rayons aux nageoires dorsale et anale respectivement inférieur à D, 19 et A, 22, mode D, 19 et A, 21-22.
- 4 : taille maximale 50 cm.

B. — *Alosa fallax rhodanensis* Roule, 1924, Méditerranée Nord et Est occidentale, France, Italie continentale (Espagne ?)

- 1 : nombre de branchiospines sur le premier arc branchial Bt (31) 35-46 ; Bi (20) 22-29 pour Lt > 20 cm, augmentant faiblement en fonction de l'accroissement de la taille au-delà de 20-25 cm de longueur totale ( $r = 0,6$  pente Bt = 0,06, Rhône).
- 2 : moyenne vertébrale élevée 57,2 (Rhône) mode 57 donc nettement différents de ceux des populations atlantiques.
- 3 : nombre moyen de rayons aux nageoires dorsale et anale respectivement supérieur à D, 19 et A, 21 ; mode D, 19 et A, 22.
- 4 : taille maximale 65 cm.

REMARQUES : Les Aloses de l'Italie continentale dont les fleuves se jettent dans les mers Ligure et Tyrrhénienne font certainement partie du même ensemble mais une étude numérique des vertèbres est nécessaire pour le confirmer ; la place des Aloses de la côte espagnole méditerranéenne est à vérifier ; d'après le nombre de branchiospines elles sont proches de celles des côtes franco-italiennes.

C. — *Alosa fallax algeriensis* Regan, 1916. Côtes nord-africaines, de la Tunisie au Maroc (Sardaigne ? Sicile ?)

- 1 : nombre de branchiospines sur le premier arc, Bt 41-54, Bi 25-35 pour Lt > 20 cm, augmentant fortement en fonction de la taille, même au-delà de 20 cm de longueur totale ( $r = 0,9$ , pente Bt = 0,39 à 0,44).
- 2 : moyenne vertébrale assez basse : 54,9 à 55,3 mode 55.

- 3 : nombre moyen de rayons aux nageoires dorsale et anale respectivement supérieur à D. 19 et A. 21 mode D. 19-20 et A. 22-23.  
 4 : taille maximale 45 cm.

REMARQUE : D'après l'ensemble des caractères, il semble que les Aloses sardes aient de grandes affinités avec celles d'Afrique du Nord. La connaissance de la moyenne vertébrale pourrait confirmer ou infirmer cette tendance. Dans le dernier cas nous aurions un ensemble insulaire autonome.

D. — *Alosa fallax nilotica* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1808). Adriatique, Méditerranée orientale, mer Noire.

- 1 : nombre de branchiospines sur le premier arc ; Adriatique : Bt 28-40, Bi 17-26 pour Lt > 27 cm augmentant très faiblement en fonction de l'accroissement de la taille au-delà de 28 cm de longueur totale (pente Bt = 0,03 à 0,07) ; Nil : Bt 34-37, Bi 20-23 pour Lt > 19,5 cm.  
 2 : moyenne vertébrale 56,75 à 57,20 (VUKOVIC, 1961) mode 57.  
 3 : taille maximale 43 cm (Méditerranée orientale, TORTONÈSE, 1951) ; 55,5 cm (Adriatique, VUKOVIC, 1961).

En définitive, nous avons été amenés à employer la nomenclature trinominale pour désigner ce qui nous apparaît actuellement comme quatre grands ensembles naturels de populations d'Aloses fines. Cette position, qui conduit à admettre l'existence d'un polytypisme, est étayée en certains secteurs par la présence de barrières géographiques et éco-éthologiques favorisées par le « homing » décrit par COTTIGLIA (1969-1970), CARSCADEN et LEGGETT (1975). Ainsi les juvéniles et les adultes restant dans la zone côtière du plateau continental, on conçoit facilement dans la Méditerranée occidentale une barrière érigée par la distance séparant les côtes d'Europe de celles du Maghreb. De même dans cette mer, le grand intervalle compris entre le Nil et l'Oued Miliane (Tunisie), seuls fleuves qui permettent dans cette région la remontée des Aloses, joue un rôle important dans l'isolement des populations.

Étant donné la complexité du problème, il reste encore bien des points à préciser en ce qui concerne la structure intraspécifique de l'espèce *Alosa fallax* (Laepède, 1803). Cette étude, après avoir été élargie à d'autres caractères et à d'autres secteurs géographiques, devra être reprise en traitant les nouvelles données par les techniques de la taxinomie numérique.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALMAÇA, C., 1965. — Contribution à la connaissance des Poissons des eaux intérieures du Portugal. *Revta Fac. Ciênc. Univ. Lisb.*, 2<sup>e</sup> sér., C, **13** (3) : 225-62.  
 ANCONA, U. D., 1928. — La biologia dell'Alosa del Tevere in confronto a quelle di altre regioni. *Intern. Rev. dergesam. Hydrob. und Hydrogr.*, **20** (5-6) : 430-55.  
 BARBIERI, C., 1907. — Le Alose del Mediterraneo e gli Agoni dei laghi Lombardi. Studio preliminare. *Revta mens. di Pesca*, **9** (4-5) : 69-82.  
 — 1907. — Le Alose del Mediterraneo e gli Agoni dei laghi Lombardi. Studio preliminare. *Revta mens. di Pesca*, **9** (6) : 125-143.

- BINI, G., 1970 (1974). — Atlante dei pesci delle coste italiane. Mondo Sommerso, Milano — 2. Osteitti (Acipenseriformi Clupeiformi, Mictofiformi, Anguilliformi), 300 p.
- BOULENGER, G. A., 1907. — The fishes of the Nile in Zoology of Egypt. Hugh Rees Ltd, éd., London, 578 p.
- BUEN, F. DE, 1930. — Clupeidés et leur pêche. *Rapp. P.-v. Réun. Comm. int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, **5** : 173-194.
- CARSCADDEN, J. E., et W. C. LEGGETT, 1975. — Meristic differences in spawning populations of American shad *Alosa sapidissima* : evidence for homing to tributaries in the Saint John River New Brunswick. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **32** (5) : 653-660.
- COTTIGLIA, M., 1963. — Studi sull'ittiofauna dulciaquicola della Sardegna. I — L'*Alosa* migratrice del Tirso. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, **18** (1) : 15-38.  
 — 1963. — Studi sull'ittiofauna dulciaquicola della Sardegna. II — L'agone del lago Omodeo. *Boll. Pesca. Piscic. Idrobiol.*, **18** : 125-141.  
 — 1969 (1970). — Nuovi dati sulla biologic e sulla sistematica di *Alosa fallax* Lac. della Sardegna. *Rc. Semin. Fac. Sci. Univ. Cagliari*, **39** (3-4) : 351-365.
- ECONOMIDIS, P. S., 1974. — Étude morphologique, systématique et zoogéographique des Poissons des eaux douces de la Macédoine orientale et de la Thrace occidentale. Coll. enseign. prés. éc. sci. Univ. Aristotel. Salonique, 179 p.
- EHRENBAUM, E., 1921. — Die Maifischarten. *Fischerbote* : 681 und 726.
- FATIO, V., 1890. — Faune des vertébrés de la Suisse, V. Histoire naturelle des Poissons. Genève — Bâle, 2<sup>e</sup> partie, 578 p.
- FERRERO, L., 1946. — Studio comparativo sulle Cheppie del Mediterraneo e gli Agoni delle acque interne d'Italia. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, **1** : 54-55.  
 — 1951 (1952). — Studio comparativo sulle Cheppie del Mediterraneo e gli Agoni delle acque interne d'Italia. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, **6** (2) : 3-28.
- FURNESTIN, J., et A. VINCENT 1958. — Variation des branchiospines dans le genre *Alosa*. *C. r. hebdom. Séanc. Sci., Paris*, **246** (2) : 3376-3379.
- GALLOIS, C., 1946. — L'Alose du Rhône. *Bull. fr. Piscic.*, **141** : 162-176.
- GÜNTHER, A., 1868. — Catalogue of the fishes in the British Museum. **7** : i-xx + 512 p.
- HASS, H., 1965. — Untersuchungen über den Laichfischbestand der Elbfinte *Alosa fallax* (Lacepède, 1803). *Arch. Fisch Wiss.*, **16** (2) : 150-168.
- HOEK, P. P. C., 1900. — Neuere Lachs und Maifisch-studien die beiden Arten Maifisch und Finte. *Tijdschr. ned. dierk. Vereen.*, Leiden, **2** (6) : 212-240.
- LOZANO y REY, L., 1929. — Las Clupeides de la Peninsula Ibérica y del Rif. *Mems. R. Soc. esp. Hist. Nat.*, **15** : 647-666.  
 — 1950. — Étude systématique des Clupeidés et des Engraulidés, de l'Espagne, du Maroc et du Sahara espagnols. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm., int. Explor. Mer*, Copenhagen, **126** (5) : 7-20.
- PELLEGRIN, J., 1921. — Les poissons des eaux douces de l'Afrique du Nord française : Maroc, Algérie, Tunisie, Sahara. *Mém. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, **1** (2) : 216 p.
- REDEKE, H. C., 1938. — Über den Bastard *Clupea alosa finta* Hoek. *Arch. neerl. Zool.*, **3** : 148-158.
- REGAN, C. T., 1916. — The British fishes of the subfamily *Clupinae* and related species in other seas. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 8, **18** : 1-49.
- ROULE, L. 1924. — Les Aloses des eaux douces de la France. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **49** : 265-266.  
 — 1925. — Les poissons des eaux douces de la France. Paris, Delagrave : xvi + 228 p.  
 — 1927. — *Paralosa (nilotica) rhodanensis* in Faune et Flore de la Méditerranée. *Comm. int. expl. mer Médit.*

- SPELLMANN, Ch. J., 1961. — Poissons d'eau douce. *In* : Faune de France, n° 65, Paris, P. Lechevalier : 303 p.
- SVETOVIDOV, A. N., 1952. — *Clupeidae*. *In* : Fauna USSR. Fishes 2 (1) : 331 p. (Engl. transl. Jerusalem, 1963 : 374 p.).
- 1973. — Isospondyli, (Clupeiformes) Clupeioidi, clupeidae. *Clofman*, 1 : 99-109.
- TORTONÈSE, E., 1951. — Interno di Clupeidi dell'ittiofauna italiana. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, XXVII, 6 (1) : 134-137.
- TREWAVAS, E., 1938. — The killarney shad or goureen (*Alosa fallax killarnensis* Regan, 1916). *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 150 (2) : 110-112.
- VUKOVIC, T., 1961. — Population und Laichen von *Alosa fallax nilotica* (Geoffr.) in den Gervässern der Neretva und des Skadarsko Jezero. *Godišnjak biol. Inst. Saraj.*, 15 : 85-176.
- WHEELER, A., 1969. — The fishes of the British Isles and North-West Europe. London, Maemillan. xvii + 613 p.
- WUNDER, W., 1975. — Röntgenanalysen verkürzter Fischwirbelsäulen. A/ Kabeljau (*Gadus morhua* L.) und B/ Maifish (*Alosa alosa* L.). *Arch. Hydrobiol.*, 75 (3) : 366-401.

*Manuscrit déposé le 10 janvier 1977.*

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, n° 501, nov.-déc. 1977,  
Zoologie : 350 : 1241-1256.*

*Achévé d'imprimer le 28 avril 1978.*